第 37 卷第 2 期　　生　态　学　报　　Vol.37,No.2
2017 年 1 月　　ACTA ECOLOGICA SINICA　　Jan.,2017

DOI: 10.5846/stxb201507261563
贺云龙,齐玉春,彭琴,董云社,郭树芳,闫钟清,王丽芹,李兆林.外源碳输入对陆地生态系统碳循环关键过程的影响及其微生物学驱动机制.生态学报,2017,37(2):358-366.
He Y L, Qi Y C, Peng Q, Dong Y S, Guo S F, Yan Z Q, Wang L Q, Li Z L.Effects of external carbon on the key processes of carbon cycle in a terrestrial ecosystem and its microbial driving mechanism.Acta Ecologica Sinica,2017,37(2):358-366.

外源碳输入对陆地生态系统碳循环关键过程的影响及其微生物学驱动机制

贺云龙[1,2],齐玉春[1],彭　琴[1],董云社[1,*],郭树芳[1,2],闫钟清[1,2],王丽芹[1,2],李兆林[1,2]
1 中国科学院地理科学与资源研究所, 中国科学院陆地表层格局与模拟重点实验室,北京　100101
2 中国科学院大学,北京　100049

摘要:外源碳输入对土壤碳源可利用性的改变不仅直接影响着微生物参与陆地生态系统的碳循环过程,而且也制约着微生物对其它营养元素的需求。在大气氮沉降持续增加的全球变化背景下,部分地区已出现生态系统氮养分条件的显著变化甚至土壤中活性氮素的过量积累,进而带来微生物对碳源需求的增加。通过人为调控碳源的可利用性,改善微生物的碳限制状况,将对科学的增加陆地生态系统固碳能力具有极为重大的意义。综述了国内外有关外源碳输入对土壤碳排放、凋落物分解以及土壤碳库影响及其主要的微生物作用机制的相关研究结果,以期能够为未来氮沉降持续增加情景下,如何科学有效地提高生态系统的碳汇潜力提供一定的参考。

关键词:可利用碳源;碳循环;微生物机制

Effects of external carbon on the key processes of carbon cycle in a terrestrial ecosystem and its microbial driving mechanism

HE Yunlong[1,2], QI Yuchun[1], PENG Qin[1], DONG Yunshe[1,*], GUO Shufang[1,2], YAN Zhongqing[1,2], WANG Liqin[1,2], LI Zhaolin[1,2]
1 *Key Laboratory of Land Surface Pattern and Simulation*, *Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research*, *Chinese Academy of Sciences*, *Beijing* 100101, *China*
2 *Graduate University of Chinese Academy of Sciences*, *Beijing* 100049, *China*

Abstract: External carbon input to soil influences the available carbon content and the microbial carbon cycle, as well as the microbial utilization of other nutritional elements in the terrestrial ecosystem. With globally increasing nitrogen deposition, the nitrogen content of soil in some regions has changed significantly and now exceeds microbial demand. This in turn increases the need for available carbon. Therefore, artificial regulation of available carbon sources might be essential for relieving microbial carbon limitation and improving carbon sequestration capacity of terrestrial ecosystem. In this paper, previous studies concerning the influences of external carbon input on soil carbon emission, litter fall decomposition, soil carbon pools, and the functional microbial mechanisms in these processes were reviewed. This work will provide a reference for improving the carbon sink capacity of terrestrial ecosystems.

Key Words: available carbon source; carbon cycle; microbial mechanism

基金项目:国家自然科学基金项目(41573131, 41373084, 41330528, 41203054);中国科学院知识创新工程重要方向性项目(KZCX2-EW-302);公益性行业(农业)科研专项(201203012-6)

收稿日期:2015-07-26;　　**网络出版日期**:2016-06-13

*通讯作者 Corresponding author.E-mail: dongys@igsnrr.ac.cn

土壤碳库作为陆地生态系统最大碳储库[1-2],虽然拥有着极丰富的碳储量[3],但大部分都是难分解和不易利用的有机碳,例如木质素和腐殖酸等,其中只有较少部分有机碳,如简单糖化合物和有机酸等低分子有机质,易于被微生物摄取和同化[4-6]。因此,作为微生物生长的主要能量来源,碳源可利用性大小就成为土壤中影响微生物生长和活性极其重要的环境因子[7-11]。土壤微生物能量来源的限制将会带来整个陆地生态系统碳循环过程的改变。

同时,土壤中可利用碳源含量的高低也制约着微生物对氮等生命必需矿质元素的需求[12-13]。微生物维持自身碳/养分(氮)元素的平衡是利用土壤为平台交换而实现的[14]。例如微生物体的 C∶N 比约为 10∶1,在 40%生长效率的条件下,土壤微生物每摄入 1 份氮素构成自己的身体就需要分解 25 份碳素[15]。只有在土壤中可利用碳源充足的条件下,微生物才能利用其它养分元素合成自身生长所需物质,碳源不足时,微生物的生长就会受到限制,进而对微生物驱动的许多生物地球化学循环过程产生重要影响[13, 16]。

自工业革命以来,人类活动的日益加强强烈改变了生态系统的氮循环过程,造成了生态系统中活性氮输入量的成倍增加[17],甚至持续的氮沉降增加已经造成部分生态系统由低氮环境逐渐趋向氮饱和状态[18-20],但要充分利用这部分增加的氮素,微生物生长所需的碳源供应就成为了主要的控制因子[21]。已有的多个相关氮肥模拟试验发现,施氮土壤中添加易于利用的碳源均促进了微生物生物量和活性的增加[9, 22]。目前,关于外源碳输入对土壤碳排放、土壤有机碳库变化等陆地生态系统碳循环关键过程的研究已有较多报道,但有关持续氮沉降增加背景下,外源碳输入对陆地生态系统不同碳循环过程的影响研究结果报道相对较少。本文总结分析了国内外有关外源碳输入,如:森林生态系统改变碳源输入[23-24]、农田生态系统秸秆还田[25-26]以及草地生态系统施肥管理[27-28]等对生态系统碳循环关键过程影响的相关研究结果,并对其微生物作用机制进行了初步的剖析,以期为人为调控土壤碳源的可利用性,科学增加陆地生态系统的碳汇能力提供一定的参考。

1　外源碳输入对陆地生态系统碳循环的影响

土壤微生物是土壤碳循环关键过程的驱动者与调节者。外源碳输入除了直接导致微生物生物量增加和活性增强外,也具有改善土壤容重、pH 和土壤质地等土壤理化性状[29-30]、增强土壤保水性[30-32]以及增加植物所需的其它营养元素供应[30,33]等作用,从而改善了土壤微环境,间接地影响了微生物生命活动及其所参与的土壤有机质矿化、凋落物分解等碳循环过程。

1.1　外源碳输入对土壤碳排放的影响

土壤呼吸是土壤碳库向大气排放 CO_2 的主要途径[34],已有研究表明,增加碳源输入对土壤呼吸具有一定的激发效应[35]。

碳源输入的质量和数量对土壤呼吸的影响。已报道的碳源添加对土壤呼吸影响的研究结果表明,向土壤中添加葡萄糖[36-37]、纤维素[22]和蔗糖[23]等简单碳化合物以及有机肥[38]、秸秆[39]和凋落物[40]等复杂碳化合物都会显著提高土壤呼吸速率,并且随着碳源输入量的增加土壤呼吸速率逐渐增加[39, 41]。与复杂碳化合物相比,由于简单碳化合物易于被微生物利用,土壤呼吸增加更为迅速[36]。Nottingham 等[23]综合评价和比较了蔗糖和凋落叶片作为碳源对森林土壤呼吸影响的差异,认为由于碳源易利用程度的不同,添加蔗糖处理土壤呼吸速率显著高于添加凋落叶片处理。不同碳源对土壤呼吸影响效应持续时间也是不同的。简单碳化合物对土壤呼吸速率影响时间较短,一般为 2—70d[22, 36];而凋落物和秸秆等不仅含有简单化合物而且还含有复杂碳化合物,为土壤中分解者提供了大量可持续利用的碳源,土壤呼吸激发效应一般持续时间较长[42-43]。例如:ChemidlinPrévost-Bouré 等[42]对法国以落叶林为主的森林生态系统的研究结果表明,添加凋落物对土壤呼吸速率的激发效应可以持续一年之久,其年均土壤呼吸速率较对照增加了 32%。

等量输入碳源不同添加频率对土壤呼吸的影响差异。Duong 等[24]探讨了不同小麦秸秆添加频次对澳大利亚南部干旱区林下土壤呼吸的影响,在室内 80d 培养期内,等量的秸秆分别按 4 次、8 次和 16 次频率添加。

与单次添加相比,4 次、8 次和 16 次 3 个处理土壤 CO_2 累积释放量分别增加了 57%、82% 和 92%。也有研究表明,以果糖、谷氨酸、草酸和邻二苯酚作为外源碳源,添加频次增加也会导致土壤排放 CO_2 量的增加[6]。外加碳源导致土壤释放 CO_2 量的增加,一种解释认为土壤中含有较多易矿化的有机碳,多次或频繁添加碳源会不断加速这部分有机碳的消耗[6];另一种解释则认为由于不同微生物对土壤有机碳的分解能力是不同的[44],所以频繁的添加碳源导致易分解这部分碳源微生物迅速生长或是土壤微生物群落结构发生改变,进而带来土壤呼吸的增加[45-48]。

外源碳输入对土壤呼吸影响效应的季节性变化。王丙文等[49]对冬小麦田添加玉米秸秆、汪金松等[50]对油松人工林、王光军等[40]对杉木人工林以及 Crow 等[51]对美国安德鲁斯试验区森林添加凋落物的研究结果证实,增加碳源输入对土壤呼吸变化的影响具有明显的季节变化性。在森林生态系统中,加倍凋落物处理与对照土壤呼吸速率的差异在生长旺盛季高于非生长旺盛季[40, 42]。但由于森林中植物类型以及试验中添加凋落物种类的不同,也有研究表明,添加凋落物处理与对照土壤呼吸通量差异的显著性不受季节变化的影响[43]。

外源碳输入对与土壤呼吸有关的环境因子的影响。研究结果表明,土壤表层添加植物茎叶等凋落物会阻隔土壤与外界大气的热量交换,进而减弱外界环境变化对土壤呼吸的作用。王光军等[40]对杉木为主的人工林的研究结果发现,与对照相比,添加双倍凋落物处理土壤呼吸速率温度敏感系数 Q_{10} 明显增加,但其 5cm 土层的温度低于对照。这与有关学者对人工油松林[50]、美国针叶林[43]和法国落叶林[42]的研究结果一致,说明双倍凋落物处理一定程度上阻隔了温度变化对土壤呼吸的影响。此外,有研究发现,双倍凋落物处理土壤湿度较对照增加显著[52]。由于土壤湿度对根和微生物的生理过程以及微生物可利用底物和氧气扩散的调控均有显著影响[52],因此,增加碳源输入对土壤湿度的影响和调控也会直接或间接地影响土壤呼吸强度。

由以上分析可知,增加碳源输入直接或间接影响着土壤呼吸的变化,并且添加碳源种类及其添加方式不同,其对土壤呼吸激发效应时间长短也不尽相同。虽然目前针对碳源输入对土壤呼吸激发效应已有了较多的研究,但短期或长期的碳源添加所导致土壤呼吸的激发效应是否增加了陆地生态系统碳排放的问题仍存在争议。因此,有必要进一步深入探索外加碳源对土壤呼吸影响的深层次机制,以便更好地为陆地生态系统碳的减排增汇提供理论支持。

1.2 外源碳输入对凋落物分解的影响

凋落物不仅对维持土壤养分库、调节生态系统能量流动与养分循环以及影响初级生产力有着重要的作用[40],而且其数量及分解速率变化也影响着土壤有机质的形成、植物对养分需求和土壤碳排放的变化[53-54]。

由于凋落物分解速率受到微生物活性的制约,碳源的输入对微生物活性的调节也必然影响着凋落物的分解过程。已有研究表明,增加碳源输入对凋落物分解速率的影响效应会表现为促进、抑制或无影响等多种结果[55-58]。外源碳输入对凋落物分解影响的不同,一方面归因于土壤中以利用易分解有机碳为主的微生物(r-strategists)和以分解复杂结构有机碳为主的微生物(K-strategists)之间对养分需求的竞争。在北方针叶林森林生态系统,土壤矿化层和凋落物中含有大量不易被微生物利用的木质素和腐殖酸[59],分解者主要以 K-strategist 微生物群落为主导,当外源输入易利用的碳源时,r-strategist 微生物的活性及其对养分的竞争能力迅速提高[6, 60],此时 K-strategist 微生物活性和对凋落物的分解能力就会受到抑制或减弱[60-61]。例如:Chigineva 等[57]研究了莫斯科云杉(*Piceaabies*(L.) Karst.)林林下凋落物分解速率对添加碳源的响应,结果表明:添加蔗糖处理导致真菌群落改变,显著降低了凋落物的分解速率。另一方面,归因于外源碳源可利用程度及含有其它养分元素含量高低[60]。Sayer 等[55]研究发现,因双倍凋落物处理增加了微生物可利用养分,从而加速了凋落物分解。Kuzyakov 等[56]研究也发现,在养分含量较高的施肥牧草草地,葡萄糖等可利用碳源的添加促进了凋落物的分解。

凋落物分解是植物碳库与土壤碳库碳交换的重要途径,其分解速率的高低不仅影响着碳从凋落物向土壤中的迁移,而且很大程度上决定了土壤微生物的群落组成。当增加碳源输入促进凋落的分解时,必然会带来

土壤碳输入速率变化,但最终是否会增加土壤碳储量,从而增加陆地生态系统碳汇,目前还没有明确定论,需结合土壤原有有机碳矿化分解的响应等变化共同分析。加强上述过程及其微生物学作用机制的探讨对科学评价和预测未来人类活动及全球变化背景下陆地生态系统碳汇能力的变化具有重要意义。

1.3　外源碳输入对土壤碳库的影响

土壤碳库是陆地生态系统最大的碳贮存库[62],同时也是大气中 CO_2 的主要排放源[49]。因此,外源碳输入对土壤有机碳的影响关系着整个生态系统的碳平衡。

输入碳源质量对土壤有机碳影响。一般认为,蔗糖、植物茎叶等碳源输入都会促进土壤有机碳的矿化[22-23,39]。在室内模拟实验条件下,碳源的添加导致土壤原有有机碳的矿化速率增加以及总有机碳含量的下降[22-23]。例如 Fontaine 等[22]探讨了添加纤维素对草原土壤总碳含量的影响,研究发现被 ^{13}C 标记的纤维素添加到土壤后,土壤有机碳分解速率加快,土壤排放大量的 CO_2 来源于非标记的碳源,并且土壤总有机碳含量降低。Nottingham 等[23]将蔗糖、玉米秸秆碎屑和玉米叶片作为输入的碳源进行室内模拟试验,结果表明,3 种碳源对土壤有机碳的影响效应基本一致,蔗糖、玉米秸秆碎屑和玉米叶片添加土壤,其有机碳降低幅度占总有机碳的含量百分比分别为 3.3%、0.9%和 1.3%。但也有研究表明,野外试验条件下添加玉米秸秆、谷子秸秆等植物茎叶碳源会增加土壤有机碳含量,尤其以土壤表层有机碳的增加最为明显[25,39,63]。田慎重等[64]探讨了秸秆还田对麦田土壤有机碳的影响,结果表明,在小麦的不同生育时期,添加秸秆处理土壤有机碳含量高于无秸秆添加的土壤,并且 0—10cm 层土壤有机碳增加最为明显。不同试验影响效应的不同归因于室内实验隔绝了自然状况下外环境碳源的正常输入,除了添加的碳源外,微生物活消耗的碳源完全来源于土壤有机碳,所以才导致土壤有机碳含量的降低。

等量输入碳源添加频率对土壤有机碳的影响。Qiao 等[65]探讨了等量葡萄糖不同添加频率对热带和亚热带森林土壤有机碳的影响,结果表明:在输入等量葡萄糖条件下,少量多次添加处理减小了单次添加处理土壤释放 CO_2 的激发效应,同时少量多次添加方式维持了微生物对可利用碳源的需求,避免了过量碳源输入都被微生物呼吸消耗掉,从而更利于添加碳源在土壤中的积累;Tenuta 等[38]对比了全年春秋两次施有机肥和春季一次性施有机肥的影响效应,其连续 3 年的观测结果也表明,春秋两次施有机肥处理排放的 CO_2 明显低于春季一次性施肥处理。总而言之,在等量相同碳源的条件下,少量多次添加方式不仅有利于添加碳源在土壤中积累,而且一定程度上可弥补添加碳源产生土壤呼吸激发效应所损失的碳。

外源碳输入对活性有机碳的影响。活性有机碳由于其自身的特点对外界环境的变化极为敏感[66-67],能够在土壤总机碳变化之前反映土壤的微小变化[68],是土壤碳库动态变化的预警指标[69-71],也是土壤中微生物较易于利用的有机碳。无论是葡萄糖等简单碳化合物还是秸秆和凋落物等复杂碳化合物的输入,都会直接或间接增加土壤活性有机碳含量[24-26, 65,72-73]。例如在农田生态系统中,秸秆还田处理土壤 0—20cm 土层土壤活性有机碳增加显著,活性有机碳占总有机碳含量的比重也明显增加[25-26];Nadelhoffer 等[73]对森林生态系统为期 10a 的研究发现,双倍凋落物处理土壤溶解性有机碳(DOC)含量显著高于对照;Hamer 等[6]和 Qiao 等[65]对森林生态系统碳源输入模拟试验的研究结果也表明,增加碳源输入处理显著增加了土壤 DOC 的含量。

从已有研究可以看出,由于有关模拟试验所处的外环境的不同以及不同碳源自身有效性的差异,碳源可利用性高低对土壤中有机碳含量的变化影响是不同的。一般自然环境条件下,秸秆和有机肥等碳源的输入可以增加土壤有机碳含量,但碳源添加量应适宜,避免抵消其增加土壤固碳的作用,少量多次添加碳源是增加土壤有机碳含量较为理想的方式。

1.4　外源碳输入对土壤微生物特征的影响

碳源有效性是直接限制土壤微生物活性[11]和数量[55]变化的主要环境因子。外源碳的输入不仅直接影响土壤碳源的有效性,而且对土壤环境(温度、水分)的调节也间接地影响着土壤微生物的数量与微生物群落结构[74-75]。

对微生物生物量影响。葡萄糖和纤维素等简单碳化合物向土壤添加后,一般会加快土壤 CO_2 释放,其中

部分来源于原土壤有机碳矿化,还有一部分来源于外加碳源的分解。有研究表明,在室内培养条件下,添加纤维素后,草地土壤微生物生物量增加与土壤有机碳矿化速率增加密切相关的[22]。同样,也有研究利用室内培养方式探讨了 3 种不同管理模式的农牧场土壤有机质分解对添加葡萄糖后响应,结果表明,土壤微生物生物量显著增加引起土壤有机质分解速率明显变化,并且利用基质诱导微生物呼吸的方法测定土壤微生物生物量还发现,当葡萄糖输入量较高时,葡萄糖诱导的土壤有机质分解加速与土壤微生物活性变化有着直接正相关性[41]。植物的秸秆和有机肥等复合碳源有效性的不同,其输入土壤后对土壤微生物生物量影响也是不同。Yan 等[72]对中国江苏水稻土的研究发现,与对照相比,长期添加秸秆或者有机肥明显增加土壤中微生物生物量;Li 等[76]研究了凋落物对波多黎哥东北部针叶林和次生林的影响,试验结果也发现,凋落物对土壤微生物数量和微生物活性也存在着重要的影响。然而 Rinan 等[77]对森林生态系统添加凋落物试验研究结果表明,与未添加凋落物处理相比,添加凋落物处理土壤总的微生物生物量没有明显变化,但添加凋落物处理革兰氏阳性细菌所占的比例增加。Siira-Pietikäinen 等[78]研究了芬兰针叶林土壤微生物对有机肥响应发现,真菌数量减少了 40%左右,同时细菌群落组成也发生了变化,但总的微生物生物量和细菌生物量没有显著的变化。对于外源碳输入后土壤微生物量变化的不同,一方面是由于不同微生物群落对碳源利用能力的不同,碳源输入后导致不同微生物群落数量的增加或减少;另一方面则是输入的外源碳源有效性低于原土壤有机质,外源碳输入后土壤微生物生物量没有明显的变化。Kuzyakov 和 Bol 等[36]探讨了葡萄糖和植物腐解物对英国西南区域两种草地有机质矿化的影响发现,外源碳对微生物的可利用性关系着微生物对输入碳源的响应,当向相同的土壤中分别添加葡萄糖和植物腐解物后,葡萄糖分解速率高于植物腐解物分解速率。在等量碳源输入条件下,除了简单碳化合物易分解的碳源外,凋落物分解初期含有较高的纤维素等易分解碳化合物,其少量多次添加的方式可以持续维持土壤微生物具有较高含量的可利用碳源,促进微生物生物量增加和活性的提高[46, 48]。例如:王意琨等[79]对农林复合生态系统研究表明,添加等量凋落物的条件下,少量多次添加处理的微生物生物量高于单次添加处理,并且少量多次添加处理有机碳净矿化累积量高于单次添加处理。

对微生物群落组成的影响。因为不同的微生物群落对碳源代谢能力的不同,所以输入的外源碳对不同微生物群落影响也不相同。例如:Kathleen 等[80]利用碳标记技术研究了葡萄糖对永久性草地土壤微生物的影响发现,在培养 52 周时间内,真菌群落数量在添加葡萄糖的前期和后期具有明显的不同,然而细菌群落数量则维持原有水平,并且葡萄糖添加的 2—6 周时间内,真菌/细菌比率明显增加。说明真菌群落对土壤中低分子碳化合物的代谢能力强于细菌群落。Reischke 等[10]研究了葡萄糖不同添加量对土壤细菌和真菌影响也发现,在葡萄糖添加量低于每克土壤 10mg(相当于每克土壤添加 4mg C)时,添加的葡萄糖才能促进土壤中细菌生物量的增长,当葡糖糖输入量高于每克土壤 10mg 时,真菌生物量增加速率明显超过细菌生物量增加速率。说明当外源碳输入土壤后,易于利用这部分碳源的微生物数量及活性就会发生变化,进而可能带来微生物群落结构的改变。Falchini 等[81]研究了葡萄糖、草酸和谷氨酸的添加对意大利草地微生物的影响,结果表明,土壤中草酸和谷氨酸专性分解的细菌数量增加,并且改变了细菌群落组成;Chemidlin Prevost-Boure 等[82]对森林生态系统的研究发现,加倍凋落物处理改变了土壤细菌群落结构,并且细菌群落结构变化影响着土壤呼吸的变化。Brant 等[74]综合分析了进行 7 年 DIRT 试验的安德鲁斯试验森林微生物群落变化也认为,微生物对凋落物中葡萄糖、谷氨酸、草酸和苯酚代谢能力的不同是导致双倍凋落物处理真菌/细菌比例明显增加的主要原因。在等量碳源不同输入方式的模拟试验中,少量多次的添加方式促使对其专性分解土壤微生物数量的增加,进而导致土壤微生物群落组成的变化。有研究发现,与对照相比,添加秸秆显著改变了微生物群落组成,并且添加频率为 16 次处理微生物群落组成不同于添加频率为 4 次和 8 次处理[24]。Hamer 等[6]模拟了不同碳源(果糖、谷氨酸、草酸和邻二苯酚)输入对森林微生物群落影响研究结果也支持了这一观点。但也有研究表明,与对照相比,双倍添加凋落物对森林土壤中微生物群落结构没有影响[51]。这可能是由于输入碳源有效性低于本土碳源有效性,微生物对其代谢缓慢,而且代谢难分解碳源的微生物群落生长相对缓慢,所以微生物群落变化不明显。外源碳输入引起微生物群落组成的变化必然影响着微生物参与的土壤呼吸、凋落物分解等

碳循环过程的变化。Creamer 等[83]通过对澳大利亚林地土壤室内培养认为,添加凋落物处理引起土壤呼吸的激发效应,主要是由于对土壤碳分解能力不同的微生物群落组成发生变化造成的。

基于上述研究可知,输入碳源有效性的高低以及微生物对碳源利用的选择性影响着微生物的数量、活性及其群落组成对于碳源可利用性变化的响应方向及响应程度,不同种类碳源在同一研究地点,以及同一碳源在具有不同本底微生物组成的不同区域或生态系统,其影响效应也存在较大差异,这也带来了研究的复杂性与长期性。

2　展望

碳源可利用性不仅对微生物生命活动及其参与的陆地生态系统碳循环关键过程有着极为重要的意义,而且也对生态系统氮等养分元素循环有着重要的调节作用,外加碳源对土壤碳源可利用性的改变必然影响着这些生态系统过程。目前,有关外源碳对陆地生态系统碳循环关键过程的影响已有些报道,但其对土壤呼吸激发效应、凋落物分解等碳循环过程的作用机制仍然没有明确定论,并且土壤中输入碳源贮存时间的长短对微生物可利用基质以及生态系统其它养分元素循环过程的影响仍需进一步深入探讨。此外,在全球多因子耦合变化的复杂环境背景下,碳源可利用性变化对生态系统碳循环关键过程又会产生怎样的影响,也是摆在人们面前一个亟待探讨的科学问题。因此,鉴于目前的国内外研究现状,对未来的研究提出如下展望:

1)深入探讨外源碳输入在微生物参与的生态系统碳循环过程中的主要作用机制,并研究其对生态系统净初级生产力的贡献及其微生物群落结构和功能特性的响应特征。虽然目前已有一些有关模拟碳源输入对土壤呼吸激发效应的研究报道,但土壤 CO_2 排放增加的主要来源仍存在较大不确定性,成为深入了解微生物如何利用和分配输入碳源及其对生态系统碳循环过程作用机制的瓶颈。同时外源碳源对生态系统净初级生产力的影响效应目前研究报道也相对较少,已有的研究结果还无法科学地评估外源碳源输入对陆地生态系统碳源汇的贡献,相关研究亟待开展。

2)开展全球变化背景下,碳源可利用性对调节生态系统氮等养分元素动态循环平衡的长期试验研究。碳源可利用性变化影响着微生物自身对碳/养分元素(氮)需求的平衡,进而调控着其它养分元素循环过程。全球氮沉降的持续增加直接导致了土壤中活性氮素的累积以及微生物分解底物质量改变(C:N 化学计量比),必然干扰了微生物对碳源需求的平衡,也显著影响了陆地生态系统碳循环过程。因此,在今后的研究中应以生态化学计量学和微生物学为理论基础,野外控制试验和室内模拟实验相结合,系统监测微生物对碳源可利用性变化的动态响应,为全球变化情景下科学合理地开展人为调控碳源可利用性提供理论参考与数据依据。

3)试验探索合适的输入碳源类型与输入阀值。当输入碳源足以满足微生物自身碳源需求时,剩余的碳源将以微生物异养呼吸的方式被消耗掉。过量外源碳源添加不仅土壤碳排放的增加,而且也起不到长期改善土壤中碳源有效性的目的。探索不同种类碳源科学合理的输入方式与输入量,尤其是对于高活性碳源的研究,对有效避免外加碳源造成温室气体排放的增加而抵消了其固碳正效应具有重要科学与现实意义。

致谢:感谢孙红卫老师对本研究工作的帮助。

参考文献(References):

[1] 陶波, 葛全胜, 李克让, 邵雪梅. 陆地生态系统碳循环研究进展. 地理研究, 2001, 20(5): 564-575.

[2] German D P, Chacon S S, Allison S D. Substrate concentration and enzyme allocation can affect rates of microbial decomposition. Ecology, 2011, 92(7): 1471-1480.

[3] Kirkby C A, Richardson A E, Wade L J, Batten G D, Blanchard C, Kirkegaard J A. Carbon-nutrient stoichiometry to increase soil carbon sequestration. Soil Biology and Biochemistry, 2013, 60: 77-86.

[4] Rinnan R, Bååth E. Differential utilization of carbon substrates by bacteria and fungi in tundra soil. Applied and Environmental Microbiology, 2009, 75(11): 3611-3620.

[5] Van Hees P A W, Jones D L, Finlay R, Godbold D L, Lundström U S. The carbon we do not see—the impact of low molecular weight compounds on carbon dynamics and respiration in forest soils: a review. Soil Biology and Biochemistry, 2005, 37(1): 1-13.

[6] Hamer U, Marschner B. Priming effects in soils after combined and repeated substrate additions. Geoderma, 2005, 128(1/2): 38-51.

[7] Ilstedt U, Singh S. Nitrogen and phosphorus limitations of microbial respiration in a tropical phosphorus-fixing acrisol (ultisol) compared with organic compost. Soil Biology and Biochemistry, 2005, 37(7): 1407-1410.

[8] Oyedele D J, Schjønning P, Sibbesen E, Debosz K. Aggregation and organic matter fractions of three Nigerian soils as affected by soil disturbance and incorporation of plant material. Soil and Tillage Research, 1999, 50(2): 105-114.

[9] Demoling F, Figueroa D, Bååth E. Comparison of factors limiting bacterial growth in different soils. Soil Biology and Biochemistry, 2007, 39(10): 2485-2495.

[10] Reischke S, Rousk J, Bååth E. The effects of glucose loading rates on bacterial and fungal growth in soil. Soil Biology and Biochemistry, 2014, 70: 88-95.

[11] Daufresne T, Loreau M. Ecological stoichiometry, primary producer-decomposer interactions, and ecosystem persistence. Ecology, 2001, 82(11): 3069-3082.

[12] Sirulnik A G, Allen E B, Meixner T, Allen M F. Impacts of anthropogenic N additions on nitrogen mineralization from plant litter in exotic annual grasslands. Soil Biology and Biochemistry, 2007, 39(1): 24-32.

[13] Herbert D A, Williams M, Rastetter E B. A model analysis of N and P limitation on carbon accumulation in Amazonian secondary forest after alternate land-use abandonment. Biogeochemistry, 2003, 65(1): 121-150.

[14] Hessen D O, Ågren G I, Anderson T R, Elser J J, De Ruiter P C. Carbon sequestration in ecosystems: the role of stoichiometry. Ecology, 2004, 85(5): 1179-1192.

[15] 王绍强, 于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征. 生态学报, 2008, 28(8): 3937-3947.

[16] 王晶苑, 张心昱, 温学发, 王绍强, 王辉民. 氮沉降对森林土壤有机质和凋落物分解的影响及其微生物学机制. 生态学报, 2013, 33(5): 1337-1346.

[17] Vitousek P M, Aber J D, Howarth R W, Likens G E, Matson P A, Schindler D W, Schlesinger W H, Tilman D G. Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. Ecological Applications, 1997, 7(3): 737-750.

[18] Emmett B A. Nitrogen saturation of terrestrial ecosystems: some recent findings and their implications for our conceptual framework. Water, Air, & Soil Pollution: Focus, 2007, 7(1/3): 99-109.

[19] Aber J, McDowell W, Nadelhoffer K, Magill A, Berntson G, Kamakea M, McNulty S, Currie W, Rustad L, Fernandez I. Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. BioScience, 1998, 48(11): 921-934.

[20] Magill A H, Aber J D, Berntson G M, McDowell W H, Nadelhoffer K J, Melillo J M, Steudler P. Long-term nitrogen additions and nitrogen saturation in two temperate forests. Ecosystems, 2000, 3(3): 238-253.

[21] Kopáček J, Cosby B J, Evans C D, Hruška J, Moldan F, Oulehle F, Šantrůčková H, Tahovská K, Wright R F. Nitrogen, organic carbon and sulphur cycling in terrestrial ecosystems: linking nitrogen saturation to carbon limitation of soil microbial processes. Biogeochemistry, 2013, 115(1/3): 33-51.

[22] Fontaine S, Bardoux G, Abbadie L, Mariotti A. Carbon input to soil may decrease soil carbon content. Ecology Letters, 2004, 7(4): 314-320.

[23] Nottingham A T, Griffiths H, Chamberlain P M, Stott A W, Tanner E V J. Soil priming by sugar and leaf-litter substrates: a link to microbial groups. Applied Soil Ecology, 2009, 42(3): 183-190.

[24] Duong T T T, Baumann K, Marschner P. Frequent addition of wheat straw residues to soil enhances carbon mineralization rate. Soil Biology and Biochemistry, 2009, 41(7): 1475-1482.

[25] 张鹏, 李涵, 贾志宽, 王维, 路文涛, 张惠, 杨宝平. 秸秆还田对宁南旱区土壤有机碳含量及土壤碳矿化的影响. 农业环境科学学报, 2011, 30(12): 2518-2525.

[26] 路文涛, 贾志宽, 张鹏, 王维, 侯贤清, 杨保平, 李永平. 秸秆还田对宁南旱作农田土壤活性有机碳及酶活性的影响. 农业环境科学学报, 2011, 30(3): 522-528.

[27] Li Y Y, Dong S K, Wen L, Wang X X, Wu Y. Soil carbon and nitrogen pools and their relationship to plant and soil dynamics of degraded and artificially restored grasslands of the Qinghai-Tibetan Plateau. Geoderma, 2014, 213: 178-184.

[28] Stavast L J, Baker T T, Ulery A L, Flynn RP, Wood MK, Cram DS. New mexico blue grama rangeland response to dairy manure application. Rangeland Ecology & Management, 2005, 58(4): 423-429.

[29] 慕平, 张恩和, 王汉宁, 方永丰. 连续多年秸秆还田对玉米耕层土壤理化性状及微生物量的影响. 水土保持学报, 2011, 25(5): 81-85.

[30] Jeffery S, Verheijen F G A, Van Der Velde M, Bastos A C. A quantitative review of the effects of biochar application to soils on crop productivity using meta-analysis. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2011, 144(1): 175-187.

[31] 黄高宝, 郭清毅, 张仁陟, 逄蕾, Guangdi LI, Kwong Yin CHAN, 于爱忠. 保护性耕作条件下旱地农田麦-豆双序列轮作体系的水分动态及产量效应. 生态学报, 2006, 26(4): 1176-1185.

[32] 吕美蓉, 李增嘉, 张涛, 宁堂原, 赵建波, 李洪杰. 少免耕与秸秆还田对极端土壤水分及冬小麦产量的影响. 农业工程学报, 2010, 26

(1): 41-46.

[33] 徐国伟, 吴长付, 刘辉, 王志琴, 杨建昌. 秸秆还田与氮肥管理对水稻养分吸收的影响. 农业工程学报, 2007, 23(7): 191-195.

[34] Raich J W, Schlesinger W H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. Tellus B, 1992, 44(2): 81-99.

[35] Kuzyakov Y, Friedel J K, Stahr K. Review of mechanisms and quantification of priming effects. Soil Biology and Biochemistry, 2000, 32(11-12): 1485-1498.

[36] Kuzyakov Y, Bol R. Sources and mechanisms of priming effect induced in two grassland soils amended with slurry and sugar. Soil Biology and Biochemistry, 2006, 38(4): 747-758.

[37] Liang L L, Eberwein J R, Allsman L A, Grantz D A, Jenerette G D. Regulation of CO_2 and N_2O fluxes by coupled carbon and nitrogen availability. Environmental Research Letters, 2015, 10(3): 034008.

[38] Tenuta M, Mkhabela M, Tremorin D, Coppi L, Phipps G, Flaten D, Ominski K. Nitrous oxide and methane emission from a coarse-textured grassland soil receiving hog slurry. Agriculture, Ecosystems and Environment, 2010, 138(1/2): 35-43.

[39] 李成芳, 寇志奎, 张枝盛, 曹凑贵, 吴海亚, 梅金安, 翟中兵, 张丛德, 魏坦雄, 刘诗晴, 夏启昕. 秸秆还田对免耕稻田温室气体排放及土壤有机碳固定的影响. 农业环境科学学报, 2011, 30(11): 2362-2367.

[40] 王光军, 田大伦, 闫文德, 朱凡, 项文化, 梁小翠. 改变凋落物输入对杉木人工林土壤呼吸的短期影响. 植物生态学报, 2009, 33(4): 739-747.

[41] Paterson E, Sim A. Soil-specific response functions of organic matter mineralization to the availability of labile carbon. Global Change Biology, 2013, 19(5): 1562-1571.

[42] Chemidlin Prévost-Bouré N, Soudani K, Damesin C, Berveiller D, Lata J C, Dufrêne E. Increase in aboveground fresh litter quantity over-stimulates soil respiration in a temperate deciduous forest. Applied Soil Ecology, 2010, 46(1): 26-34.

[43] Sulzman E W, Brant J B, Bowden R D, Lajtha K. Contribution of aboveground litter, belowground litter, and rhizosphere respiration to total soil CO_2 efflux in an old growth coniferous forest. Biogeochemistry, 2005, 73(1): 231-256.

[44] Killham K. Soil Ecology. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1994: 89-106.

[45] Stemmer M, Watzinger A, Blochberger K, Haberhauer G, Gerzabek M H. Linking dynamics of soil microbial phospholipid fatty acids to carbon mineralization in a ^{13}C natural abundance experiment: impact of heavy metals and acid rain. Soil Biology and Biochemistry, 2007, 39(12): 3177-3186.

[46] Paterson E, Osler G, Dawson L A, Gebbing T, Sim A, Ord B. Labile and recalcitrant plant fractions are utilised by distinct microbial communities in soil: independent of the presence of roots and mycorrhizal fungi. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(5): 1103-1113.

[47] Cahyani V R, Watanabe A, Matsuya K, Asakawa S, Kimura M. Succession of microbiota estimated by phospholipid fatty acid analysis and changes in organic constituents during the composting process of rice straw. Soil Science and Plant Nutrition, 2002, 48(5): 735-743.

[48] Rantalainen M L, Kontiola L, Haimi J, Fritze H, Setälä H. Influence of resource quality on the composition of soil decomposer community in fragmented and continuous habitat. Soil Biology and Biochemistry, 2004, 36(12): 1983-1996.

[49] 王丙文, 迟淑筠, 田慎重, 宁堂原, 韩惠芳, 赵红香, 李增嘉. 不同玉米秸秆还田方式对冬小麦田土壤呼吸的影响. 应用生态学报, 2013, 24(5): 1374-1380.

[50] 汪金松, 赵秀海, 张春雨, 康峰峰, 尚宝山, 池青俊. 改变C源输入对油松人工林土壤呼吸的影响. 生态学报, 2012, 32(9): 2768-2777.

[51] Crow S E, Lajtha K, Bowden R D, Yano Y, Brant J B, Caldwell B A, Sulzman E W. Increased coniferous needle inputs accelerate decomposition of soil carbon in an old-growth forest. Forest Ecology and Management, 2009, 258(10): 2224-2232.

[52] 王光军, 田大伦, 闫文德, 朱凡, 李树战. 去除和添加凋落物对枫香(*Liquidambar formosana*)和樟树(*Cinnamomum camphora*)林土壤呼吸的影响. 生态学报, 2009, 29(2): 643-652.

[53] Prescott C E. Do rates of litter decomposition tell us anything we really need to know? Forest Ecology and Management, 2005, 220(1/3): 66-74.

[54] Wan S Q, Norby R J, Ledford J, Weltzin J F. Responses of soil respiration to elevated CO_2, air warming, and changing soil water availability in a model old-field grassland. Global Change Biology, 2007, 13(11): 2411-2424.

[55] Sayer E J, Tanner E V J, Lacey A L. Effects of litter manipulation on early-stage decomposition and meso-arthropod abundance in a tropical moist forest. Forest Ecology and Management, 2006, 229(1/3): 285-293.

[56] Kuzyakov Y, Hill P W, Jones D L. Root exudate components change litter decomposition in a simulated rhizosphere depending on temperature. Plant and Soil, 2007, 290(1/2): 293-305.

[57] Chigineva N I, Aleksandrova A V, Tiunov A V. The addition of labile carbon alters litter fungal communities and decreases litter decomposition rates. Applied Soil Ecology, 2009, 42(3): 264-270.

[58] Wu J, Brookes P C, Jenkinson D S. Formation and destruction of microbial biomass during the decomposition of glucose and ryegrass in soil. Soil Biology and Biochemistry, 1993, 25(10): 1435-1441.

[59] Swift M J, Heal O W, Anderson J M. Decomposition in Terrestrial Ecosystems. California, USA: University of California Press, 1979: 131-156.

[60] Fontaine S, Mariotti A, Abbadie L. The priming effect of organic matter: a question of microbial competition? Soil Biology and Biochemistry,

2003, 35(6): 837-843.
[61] Hobbie S E. Contrasting effects of substrate and fertilizer nitrogen on the early stages of litter decomposition. Ecosystems, 2005, 8(6): 644-656.
[62] 钟华平, 樊江文, 于贵瑞, 韩彬, 胡中民, 岳燕珍, 梁飚. 草地生态系统碳循环研究进展. 草地学报, 2005, 13(S1): 67-73.
[63] 慕平, 张恩和, 王汉宁, 方永丰. 不同年限全量玉米秸秆还田对玉米生长发育及土壤理化性状的影响. 中国生态农业学报, 2012, 20(3): 291-296.
[64] 田慎重, 宁堂原, 王瑜, 李洪杰, 仲惟磊, 李增嘉. 不同耕作方式和秸秆还田对麦田土壤有机碳含量的影响. 应用生态学报, 2010, 21(2): 373-378.
[65] Qiao N, Schaefer D, Blagodatskaya E, Zou X M, Xu X L, Kuzyakov Y. Labile carbon retention compensates for CO_2 released by priming in forest soils. Global Change Biology, 2014, 20(6): 1943-1954.
[66] Mclauchlan K K, Hobbie S E. Comparison of labile soil organic matter fractionation techniques. Soil Science Society of America Journal, 2004, 68(5): 1616-1625.
[67] 沈宏, 曹志洪, 胡正义. 土壤活性有机碳的表征及其生态效应. 生态学杂志, 1999, 18(3): 32-38.
[68] Karlen D L, Rosek M J, Gardner J C, Allan D L, Alms M J, Bezdicek D F, Flock M, Huggins D R, Miller B S, Staben M L. Conservation reserve program effects on soil quality indicators. Journal of Soil and Water Conservation, 1999, 54(1): 439-444.
[69] Jenkinson D S, Rayner J H. The turnover of soil organic matter in some of the Rothamsted classical experiments. Soil Science, 1977, 123(5): 298-305.
[70] 周莉, 李保国, 周广胜. 土壤有机碳的主导影响因子及其研究进展. 地球科学进展, 2005, 20(1): 99-105.
[71] 胡海清, 陆昕, 孙龙. 土壤活性有机碳分组及测定方法. 森林工程, 2012, 28(5): 18-22.
[72] Yan D Z, Wang D J, Yang L Z. Long-term effect of chemical fertilizer, straw, and manure on labile organic matter fractions in a paddy soil. Biology and Fertility of Soils, 2007, 44(1): 93-101.
[73] Nadelhoffer K J, Boone R D, Bowden R D, Canary J D, Kaye J, Micks P, Ricca A, Aitkenhead J A, Lajtha K, McDowell W H. The DIRT experiment: litter and root influences on forest soil organic matter stocks and function// Foster D R, Aber J D, eds. Forests in Time: The Environmental Consequences of 1000 Years of Change in New England. New Haven: Yale University Press, 2004: 300-315.
[74] Brant J B, Sulzman E W, Myrold D D. Microbial community utilization of added carbon substrates in response to long-term carbon input manipulation. Soil Biology and Biochemistry, 2006, 38(8): 2219-2232.
[75] Tyler G. Effects of litter treatments on the sporophore production of beech forest macrofungi. Mycological Research, 1991, 95(9): 1137-1139.
[76] Li Y Q, Xu M, Sun O J, Cui W C. Effects of root and litter exclusion on soil CO_2 efflux and microbial biomass in wet tropical forests. Soil Biology and Biochemistry, 2004, 36(12): 2111-2114.
[77] Rinnan R, Michelsen A, Jonasson S. Effects of litter addition and warming on soil carbon, nutrient pools and microbial communities in a subarctic heath ecosystem. Applied Soil Ecology, 2008, 39(3): 271-281.
[78] Siira-Pietikäinen A, Haimi J, Kanninen A, Pietikäinen J, Fritze H. Responses of decomposer community to root-isolation and addition of slash. Soil Biology and Biochemistry, 2001, 33(14): 1993-2004.
[79] 王意锟, 方升佐, 田野, 唐罗忠. 残落物添加对农林复合系统土壤有机碳矿化和土壤微生物量的影响. 生态学报, 2012, 32(22): 7239-7246.
[80] Lemanski K, Scheu S. Incorporation of ^{13}C labelled glucose into soil microorganisms of grassland: effects of fertilizer addition and plant functional group composition. Soil Biology and Biochemistry, 2014, 69: 38-45.
[81] Falchini L, Naumova N, Kuikman P J, Bloem J, Nannipieri P. CO_2 evolution and denaturing gradient gel electrophoresis profiles of bacterial communities in soil following addition of low molecular weight substrates to simulate root exudation. Soil Biology and Biochemistry, 2003, 35(6): 775-782.
[82] Chemidlin Prevost-Boure N, Maron P A, Ranjard L, Nowak V, Dufrene E, Damesin C, Soudani K, Lata J C. Seasonal dynamics of the bacterial community in forest soils under different quantities of leaf litter. Applied Soil Ecology, 2011, 47(1): 14-23.
[83] Creamer C A, De Menezes A B, Krull E S, Sanderman J, Newton-Walters R, Farrell M. Microbial community structure mediates response of soil C decomposition to litter addition and warming. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 80: 175-188.